



УДК 595.12

ЦЕРКОМЕРОМОРФНАЯ ГИПОТЕЗА И СОВРЕМЕННОЕ ПОЛОЖЕНИЕ В ФИЛОГЕНЕТИКЕ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА Б.Е. БЫХОВСКОГО)

Е.Е. Корнакова* и О.Н. Пугачев

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 С.-Петербург, Россия;
e-mail: kornakova_vermes@zin.ru

РЕЗЮМЕ

В статье проанализирована смена подходов, методов и гипотез к филогении Platyhelminthes, особенно Neodermata. Показано, что основной конфликт в современной филогенетике плоских червей состоит в монофилии Neodermata, подтвержденной как сравнительно-морфологическими, так и молекулярными данными, и общепринятыми взглядами на происхождение и эволюцию Trematoda, противоречащими монофилии Neodermata.

Ключевые слова: Neodermata, Platyhelminthes, церкомероморфная гипотеза, монофилия

CERCOMEROMORPH HYPOTHESIS AND MODERN STATE IN PHYLOGENETY OF PARASITIC FLATWORMS (FOR A 100 ANNIVERSARY OF THE ACADEMICIAN B.E. BYCHOWSKY)

E.E. Kornakova* and O.N. Pugachev

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia;
e-mail: kornakova_vermes@zin.ru

ABSTRACT

The alteration of approaches, methods and hypotheses in phylogeny of Platyhelminthes, mainly Neodermata, has been considered. It has been shown that the principal conflict in modern flatworm phylogeny is monophyly of Neodermata, supported by both molecular and comparative morphological data, which collides with current viewpoint on the origin and evolution of Trematoda.

Key words: Neodermata, Platyhelminthes, cercomeromorph hypothesis, monophyly

Как известно, происхождение термина «церкомер» восходит к гипотезе Яницкого (Janicki 1921), в соответствии с которой церкомером им были названы предположительно гомологичные задние отделы тела моногеней и отделяющиеся хвосты личинок цестод и церкарий трематод. Яницкий считал всех плоских паразитических червей моно-

филетичной группой, среди которых эктопаразитические моногеней рассматривались им как предковая группа, от которой произошли эндопаразитические трематоды, в свою очередь давшие начало цестодам. Общим предком для всех паразитических плоских червей, по Яницкому, являлись прямокишечные турбеллярии отр. Rhabdocoela.

* Автор корреспонденции / * Corresponding author.

При разработке церкомероморфной гипотезы Б.Е. Быховский использовал не только сравнительно-морфологические данные по строению половозрелых платод, но и данные по онтогенезу личинок моногеней (в значительной степени являвшиеся результатом его собственных исследований), а также онкосфер цестод. Впервые эта гипотеза была опубликована в статье 1937 г. (Быховский 1937). Обратимся здесь к той части статьи, которая рассматривает происхождение классов паразитических плоских червей в целом.

Вслед за более ранними исследователями признавая происхождение всех паразитических платод от прямокишечных турбеллярий, Быховский постулирует ряд принципиальных положений, кардинально изменяющих существовавшие в те годы взгляды на филогению классов плоских паразитических червей:

1. Прикрепительный диск личинок моногеней и задний конец онкосферы цестод, несущие крючья, являются гомологичными образованиями. Именно эта структура названа Быховским церкомером. Monogenea и Cestoda являются группами, филогенетически связанными общностью происхождения, причем ранние «моногенообразные» (по Быховскому) рассматриваются как предковая группа для цестод.

2. На основании анализа морфологии как личинок, так и взрослых Gyrocotylidae Быховским определено положение этой группы в системе плоских червей. Показано, что гирокотилиды являются промежуточным звеном между моногениями и цестодами. Быховский предложил выделить Gyrocotylidae в самостоятельную группу, стоящую ближе к Monogenea, чем к Cestoda.

3. Trematoda в своем происхождении не связаны с моногениями и цестодами, а произошли от рабдоцельных предков независимо от этих групп. Таким образом, Быховский постулировал парафилетическое происхождение облигатно-паразитических классов плоских червей.

Эти же взгляды были изложены Б.Е. Быховским и в его монографии 1957 г., посвященной моногениям (Быховский 1957). Интересно проследить эволюцию его взглядов за время, прошедшее после выхода в свет статьи 1937 г. Во-первых, Быховский выводит за рамки моногеней удонеллид, признавая их группой, независимо произошедшей от прямокишечных турбеллярий.

Во-вторых, на филогенетической схеме 1937 г. трематоды отходят от рабдоцеллид позже церкомероморфной ветви. На схеме 1957 г. трематоды показаны как более древняя группа по сравнению с Cercariozoomorpha. В статье 1937 г. Быховский достаточно подробно обсуждает возможный путь эволюции трематод и совершенно определенно признает гермафродитное поколение (мариту) первичной по отношению к партенитам, а позвоночного хозяина – первичным по отношению к промежуточным (моллюскам). В монографии 1957 г. происхождение трематод и вопросы первичности почти не затрагиваются. Возможно, его взгляды на эволюцию трематод изменились под влиянием сформировавшейся к этому времени точки зрения на моллюсков как первичных хозяев трематод и мариту – как эволюционно позднюю стадию жизненного цикла в этой группе.

Церкомероморфная гипотеза Быховского получила широкое признание у мирового сообщества специалистов по плоским червям и в течение почти 30 лет являлась ведущей парадигмой в филогенетике плоских червей.

Появление церкомероморфной гипотезы знаменовало собой результаты многолетних сравнительно-морфологических исследований платод с помощью световой микроскопии. Примерно в одно время с выходом в свет монографии по моногениям появились первые электронно-микроскопические исследования по плоским червям. Накопление электронно-микроскопических данных по морфологии плоских червей позволило выявить ряд ультраструктурных признаков, присущих всем представителям классов плоских паразитических червей. Для исследования проблемы происхождения классов плоских паразитических червей этапным стал выход монографии Ульриха Элерса в 1985 г., в которой на основании анализа светооптических и ультраструктурных признаков была показана монофилия всех классов плоских паразитических червей (Ehlers 1985). Тогда же в сравнительную морфологию платод впервые был введен современный терминологический аппарат – понятия апоморфии, синапоморфии, аутапоморфии и плезиоморфии.

В настоящее время, после дополнительных изучений и уточнений, синапоморфные признаки, на основании которых Элерс постулировал монофилию Neodermata, формулируются следующим образом (Joffe and Kornakova 1998):

1) замена личиночного эпителия синцитиальным тегументом с погруженными ядрами и множественными цитоплазматическими мостиками;

2) реснички личиночного эпителия с единственным горизонтальным (краниальным) ко-решком;

3) рецепторы с электронно-плотными колла-рами;

4) проксимо-дистальное слияние аксоном в спермиогенезе, наличие интерцентриолярных телец;

5) двухклеточный циртоцит с двурядной вер-шей;

6) всегда паразиты позвоночных или беспозво-ночных.

Первый признак дал название этому объеди-нению классов плоских паразитических червей – Neodermata.

Будучи специалистом по морфологии тур-беллярий, Элерс в рамках гипотезы монофилии Neodermata не обсуждал филогенетические отношения между отдельными классами. При-знавая церкомероморфную гипотезу Быхов-ского, на своей филогенетической схеме он помещает ветвь Neodermata отходящей от тур-беллярий Neorhabdocoela; внутри нее Trematoda и Aspidogastrea ответвляются ранее церкомеро-морфной ветви, объединяющей, в свою очередь, моногеней, разделяющихся на Polyopisthocotylea и Monopisthocotylea, и цестодную ветвь, объеди-няющую в качестве самостоятельных групп Gyrocotylidea, Amphilinidea, Caryophyllidea и Eucestoda. Основанием для сближения гиро-котилид и цестод на этой схеме послужили как электронно-микроскопические, так и светоопти-ческие данные. Таким образом, в рамках гипоте-зы Элерса (по сравнению с церкомероморфной гипотезой Быховского) произошло изменение положения гирокотилид на филогенетическом древе плоских червей, и они заняли место ближе к цестодам. Эта точка зрения впоследствии была подкреплена дополнительными сравнительно-морфологическими данными. В настоящее время это сближение обосновывается следующими си-напоморфными признаками (Хуландер 2001):

1) строение неодермиса с характерными мо-дифицированными микроворсинками – микро-трихиями;

2) циртоциты, лишенные продольной десмосо-мы на уровне терминальной клетки;

3) отсутствие пищеварительной системы на всех стадиях развития;

4) присутствие анастомозов-капилляров меж-ду правой и левой половинами экскреторной системы, принадлежащими латеральным собира-тельным каналам;

5) наличие базальной пластинки экскреторных каналов;

6) синцитиальная природа ларвального эпи-телиа ликофоры гирокотилид и онкосфер цестод, не разделенного участками подлежащего ему неодермиса;

7) Отсутствие митохондрии в спермии.

К концу 80-х годов относится появление еще одной филогенетической гипотезы, принадле-жащей Дэниелу Бруксу (Brooks 1989a, b). Брукс также воспользовался термином «церкомер», но предложил считать церкомером все прикрепитель-ные органы, образованные как вырост паренхимы на заднем конце тела. Брукс считал гомологичны-ми задний прикрепительный диск темноцефалид, удонеллид, моногеней, церкомер онкосферы и процеркоида, а также вентральную присоску трематод, считая амфистомность, т. е. расположе-ние вентральной присоски на заднем конце тела, первичной для этой группы. Соответственно, все эти группы были объединены им в подтип (Superphylum) Cercomeria, внутри которого обосо-блялся суперкласс Cercomeridea, соответствующий надклассу Cercomeromorpha Быховского. Такой подход, основанный в основном на гомоплазиях, а не гомологиях, был подвергнут справедливой кри-тике. Наиболее подробный критический разбор этой гипотезы был дан Пирсоном (Pearson 1992). Дискуссия вокруг гипотезы Брукса возродила интерес к проблеме критериев гомологии, на кото-рых базируются филогенетические построения. В результате этой дискуссии большинство авторов сошлось на том, что наиболее правильны критерии гомологии, предложенные Ремане (Remane 1956).

– Одинаковое положение структуры в сходных конструкционных системах.

– Подобные структуры могут быть гомологи-зированы и безотносительно к одинаковому или различному положению, если они совпадают по специфическим структурным особенностям. При этом, чем сложнее структура, тем выше вероят-ность гомологии.

– Непохожие и различным образом располо-женные структуры могут рассматриваться как

гомологичные, если между ними прослеживается ряд промежуточных форм. Эти промежуточные формы могут присутствовать как у представителей одной систематической группы (но тогда не признак служит целям филогенетики, а наоборот) или прослеживаться в онтогенезе (и тогда это хороший гомологичный признак, пригодный для филогенетических целей).

К моменту возникновения этой дискуссии сравнительная морфология широко оперировала как данными светооптической микроскопии, так и электронно-микроскопическими данными. Закономерно возник вопрос, в какой мере критерии гомологии приложимы к ультраструктурным признакам? Ультраструктура многих органоидов (например, аксонем) универсальна для большинства групп, начиная с простейших и заканчивая позвоночными животными. Универсальность многих органоидов и распространение на этом уровне возможных параллелизмов заставляют относиться к гомологизации ультраструктурных признаков с осторожностью. В то же время конструктивная сложность на ультраструктурном уровне – явление достаточно редкое, и поэтому крайне мала вероятность неоднократного и независимого возникновения сходных структур в разных группах. Такие сложные многокомпонентные ультраструктурные признаки, как, например, корешковый аппарат ресничек, строение циртоцитов – терминальных клеток выделительной системы плоских червей, ультраструктура глаз, могут рассматриваться как гомологичные и использоваться в филогенетических построениях (Rieger and Tyler 1979; Mamkaev 1995; Ehlers 1995; Rohde et al. 1995). С этой точки зрения ультраструктурные признаки, использованные Элерсом, являются надежными гомологиями.

До конца 80-х годов прошлого века филогенетика плоских червей опиралась на классические сравнительно-морфологические методы и оперировала данными световой и электронной микроскопии. С появлением методов молекулярного анализа началось накопление данных по строению геномов плоских червей и использование этих данных для филогенетических целей. Приложение молекулярных методов к филогенетическим построениям в некоторых группах обнаружило достаточно близкое сходство получаемых молекулярных деревьев с филогениями, полученными классическими сравнительно-морфологическими

методами, однако в значительном числе групп появление новых подходов ярко выявило проблему соотношения молекулярных и сравнительно-морфологических данных в филогенетике. Анализ молекулярных данных ведется статистическими методами, по сути сходными с методами кладистического анализа морфологических признаков, которые также вошли в обиход филогенетиков в этот период.

В результате первого десятилетия таких исследований стало ясно, что молекулярные реконструкции филогении плоских червей часто противоречат данным сравнительной морфологии (Joffe and Kornakova 2001). В последние годы все филогенетические построения Platyhelminthes строятся на комплексном использовании молекулярных данных с наложением матрицы морфологических признаков.

Тем не менее, начиная с самых ранних молекулярных реконструкций филогении плоских червей, несмотря на отличия и противоречия в схемах, получаемых разными исследователями, все они подтверждают монофилию Neodermata (Baverstock et al. 1991; Blair 1993; Rohde et al. 1993; Mollaret et al. 1997; Littlewood et al. 1999a, b). В то же время ни в одном исследовании не удалось выявить группу турбеллярий, близкую к предкам Neodermata, однако в целом ряде исследований было показано, что Neodermata ответвляются от турбеллярного древа существенно раньше, чем возникают прямокишечные турбеллярии. К этому времени сравнительно-морфологический анализ также позволил сделать вывод, что предков Neodermata нужно искать среди более примитивных групп. Так, изучение строения мускулатуры глотки моногеней и трематод – признака достаточно стабильного у турбеллярий на уровне отрядов и подотрядов – показало, что их глотки несут признаки более примитивного строения, чем pharinx doliiformes, свойственные далиеллоидным турбелляриям. Эти исследования выявили еще одну важную синапоморфию Neodermata – редукцию продольной мускулатуры в стенке глоточного канала у моногеней и трематод (Joffe and Kornakova 1998). Накопление данных по строению циртоцитов также показало, что это – признак чрезвычайно стабильный на уровне групп плоских червей, начиная с ранга отряда. Циртоциты прямокишечных турбеллярий существенно отличаются по ультраструктуре от циртоцитов

Neodermata, которые имеют общий базовый план строения – это всегда двуклеточная структура с двойным рядом расположенных навстречу друг другу выростов или палочек, внутренний из которых принадлежит циртоциту, а наружный – проксимальной клетке экскреторного канала (Rohde et al. 1990; Rohde 1995). Единственное имеющееся различие – это отсутствие продольной десмосомы, аутопоморфия для класса Cestoda. Циртоциты, совершенно сходные по ультраструктуре с циртоцитами Neodermata, присущи турбелляриям подотряда Proseriata (отряд Seriate) (Ehlers 1985; Ehlers and Sopott-Ehlers 1987; Rohde et al. 1988; Rohde et al. 1995). Это группа достаточно примитивных неофорных турбеллярий. Таким образом, ультраструктура циртоцитов Neodermata является не апоморфным, как считал Элерс, а плезиоморфным признаком.

В последние годы появился целый ряд работ по спермиогенезу паразитических турбеллярий, в которых было показано, что среди последних есть небольшой круг форм, спермиогенез которых обладает чертами, сближающими его со спермиогенезом, типичным для Neodermata. Было показано, что у паразитических турбеллярий отр. Fecampiida, родов *Kronborgia* и *Notentera*, а также у паразитических турбеллярий рода *Urastoma*, сходно с Neodermata имеет место спермиогенез с характерной проксимо-дистальной ориентацией аксоном и проксимо-дистальной миграцией ядер (Watson 1997; Watson and Rohde 1993; Kornakova and Joffe 1999; Joffe and Kornakova 2001). Дискуссия, вызванная выявлением турбеллярий с неодерматным типом спермиогенеза, привела к выводу, что такой сложный процесс вряд ли мог возникнуть в разных группах плоских червей параллельно и независимо. Таким образом, неодерматный тип спермиогенеза также оказывается плезиоморфным признаком.

Ультраструктурные исследования показали, что редукция вертикальных корешков в ресничных клетках эпителия, рассматривавшаяся Элерсом как синапоморфный признак Neodermata, наблюдается также и у паразитических турбеллярий, принадлежащих нескольким различным отрядам, и даже у свободноживущих турбеллярий подотряда Proseriata (Seriate) (Rieger 1981; Hendelberg 1981; Rieger et al. 1991; Joffe and Kornakova 1998). Таким образом, редукция вертикальных корешков эпителиальных ресничек происходит параллель-

но и независимо в разных группах турбеллярий, помимо Neodermata, и даже не всегда в связи с паразитизмом.

Пересмотр синапоморфий Элерса позволил выявить круг турбеллярий, имеющих сходные с Neodermata плезиоморфные признаки, – реверсивный спермиогенез и двуклеточный циртоцит с характерной ультраструктурой фильтрующей стенки. Помимо уже упомянутых Fecampiidae и *Urastoma*, это – турбеллярия *Ichthyophaga subcutanea* Syromjatnikova, 1949, паразитирующая под кожей рыб, – совершенно исключительный для турбеллярий случай. Все остальные известные паразитические турбеллярии используют в качестве хозяев беспозвоночных. Циртоциты *Ichthyophaga* совершенно идентичны циртоцитам облигатно-паразитических плоских червей. Циртоциты *Urastoma* модифицированы в корзинчатую структуру, но легко выводятся из типичного неодерматного циртоцита. Молекулярный анализ положения этих видов *Turbellaria* показал, что они действительно группируются вместе, причем как ответвление *Turbellaria Seriate*, *Tricladida* (Littlewood et al. 1999a, b).

До последнего времени Proseriata считались предковой группой для *Tricladida* и объединялись с ними в отряд Seriate, однако результаты молекулярных исследований не подтверждают родство Proseriata и *Tricladida*; более того, монофилия самих Proseriata была подтверждена только при сочетании молекулярного анализа с наложением матрицы морфологических признаков (Baguñà et al. 2001; Curini-Galetti 2001). Тем не менее, наличие реликта переходной между ними группы, семейства *Bothrioplanidae*, сочетающей в морфологии признаки как Proseriata, так и *Tricladida*, и имеющей циртоцит, типичный для Proseriata, позволяет рассматривать турбеллярий подотряда Proseriata как наиболее близких к предкам Neodermata. Молекулярный анализ показал, что *Bothrioplana* действительно близка к предкам Neodermata (Baguñà et al. 2001). Таким образом, достаточно оснований считать, что Neodermata ответвились от турбеллярного древа на уровне отряда Seriate, а их предки были наиболее близки к группе, ответвившейся от Proseriata и давшей начало *Tricladida*.

Нами была выявлена еще одна важная синапоморфия Neodermata, ранее не привлекавшая внимания исследователей, а именно – появление в этой группе новых структур половой системы,

оотипа и матки, а также реориентация и усложнение половой системы по сравнению с турбеллярным уровнем организации (Kornakova 2001). Матки турбеллярий и Neodermata негомологичны, у турбеллярий маткой называют отдел полового атриума. Появление у Neodermata оотипа и матки как дистального участка женского полового канала позволило разобщить отделы, ответственные за формирование и выведение яиц, что существенно увеличило репродуктивный потенциал паразитических червей. Оотип у всех Neodermata устроен одинаково – это эпителизованная камера, в которой происходит формирование яиц. В оотип открываются железы Мелиса двух типов, в некоторых группах их количество редуцируется до одного. Гомологичность оотипа всех облигатно-паразитических червей не вызывает сомнения. Матка имеется у большинства моногеней, хотя и не у всех. Быховский указывает на независимость случаев отсутствия матки моногеней от положения в системе, считает ее отсутствие вторичным и несущественным для филогении. В отличие от турбеллярий, половые протоки у Neodermata тянутся кпереди, и половые отверстия первично открываются проксимальнее положения гонад. Эта архитектура нарушается у цестод вследствие полизоичности, но наблюдается у гирокотиллид. Кроме того, гомологичными представляются и дорсально ориентированная вагина гирокотиллид и Лауреров канал трематод. Дорсально ориентированная вагина спорадически и достаточно редко встречается у отдельных представителей различных отрядов турбеллярий и моногеней, но не является характерным признаком ни одного таксона в этих группах.

В течение некоторого времени церкорморфная гипотеза Быховского и гипотеза монофилии Neodermata сосуществовали, не конфликтуя. С появлением молекулярных реконструкций филогении плоских червей было сформулировано противоречие между монофилией Neodermata и существующими взглядами на происхождение и эволюцию трематод как группы, возникшей в эволюции независимо от Cercaromorpha. Общеизвестна точка зрения, что Cercaromorpha возникли как эктопаразиты; ведущим направлением в их эволюции было формирование заднего прикрепительного аппарата. Большинство исследователей приходит к

выводу, что первичной группой их хозяев были древние рыбы Placoderma. Между тем монофилия Neodermata предполагает возникновение единого предка для всех классов паразитических червей, и в соответствии с едиными экологическими факторами, то есть в связи с общим для этой предковой формы хозяином, а также возникновение синапоморфных признаков в ходе единого эволюционного процесса.

Попытки разрешить это противоречие приводят к довольно странным филогенетическим схемам. Так, было высказано предположение (Littlewood et al. 1999b), что турбеллярный предок Neodermata сразу стал эндопаразитом позвоночного хозяина-рыбы. На этом уровне сформировалась первая синапоморфия группы – неодермис. Затем эта предковая группа частично перешла к паразитированию от позвоночного хозяина к моллюскам и дала ветвь, объединяющую Aspidogastrea и Trematoda. При этом, сходно с Бруксом, предполагается, что этот предок Trematoda и Aspidogastrea был первично амфистомным, затем, после возникновения гетерогонии, задний прикрепительный орган у предка Trematoda редуцировался. Позже, с возникновением хрящевых и костистых рыб, произошла дивергенция трематод на аспидогастрид и дигеней, и они вновь освоили позвоночных хозяев; произошло формирование мариты и возникло дистомное состояние. Параллельно с эволюцией линии Aspidogastrea – Trematoda, предки Cercaromorpha перешли от эндопаразитизма к эктопаразитизму на рыбах. Далее, уже в согласии с церкорморфной гипотезой, от Monogenea ответвилась ветвь Gyrocotylidea – Cestoda с включением ракообразных как промежуточных хозяев и повторным переходом к эндопаразитизму. Авторы этой гипотезы сами признают, что такая эволюционная схема предполагает сочетание нескольких маловероятных событий – переход турбеллярий сразу к эндопаразитизму на позвоночном хозяине; затем переход части этой предковой группы к паразитированию на беспозвоночном хозяине-моллюске при отсутствии сложного жизненного цикла; возникновение гетерогонии в связи с какими-то неизвестными биологическими условиями, и вновь включение в жизненный цикл позвоночного хозяина и формирование мариты. Добавим, что эта схема совершенно не объясняет возникновения таких синапоморфий Neodermata, как оотип и матка, а также редуциацию продольной

мускулатуры стенки глоточного канала у моногеней и марит трематод.

Другая попытка разрешить противоречие между традиционными взглядами на эволюцию трематод и монофилию Neodermata принадлежит Роде (Rohde 2001). В соответствии с его гипотезой предковая для всех Neodermata группа турбеллярий, признаками которой являлись просериатно-неодерматный тип циртоцита и реверсивный спермиогенез, освоила широкий круг беспозвоночных хозяев и включала в себя как экто-, так и эндопаразитов. Реликтами этой группы являются турбеллярии отряда Fecampiida и *Urastoma*, паразитирующие на беспозвоночных, а также *Ichthyophaga* – подкожный паразит рыб. Эта группа турбеллярий перешла к паразитированию на позвоночных хозяевах, сохранив беспозвоночных в качестве промежуточных хозяев. В этот период возникла ресничная личинка, отсутствующая в жизненных циклах турбеллярий, и сформировался неодермис как ответ на воздействие иммунной системы позвоночного хозяина. Такие жизненные циклы мы наблюдаем среди современных *Aspidogastrea*. Одна часть представителей этой группы потеряла способность к эктопаразитизму на позвоночном хозяине и дала Trematoda с сохранением только тех форм, промежуточными хозяевами которых были моллюски. В другой эволюционной линии, наоборот, была утрачена способность к эндопаразитизму и возникли Monogenea, потерявшие также и промежуточных хозяев. От этой группы протомоногеней ответвилась ветвь Gyrocotylidea – Cestoda, в которой вновь произошел переход к эндопаразитизму и включение беспозвоночных (артропод) в жизненные циклы в качестве промежуточных хозяев. В соответствии с этой гипотезой древнейшими Neodermata являются *Aspidogastrea* с их способностью как к экто-, так и эндопаразитизму; аспидогастридный жизненный цикл рассматривается как первичный для всей группы. Эктопаразитизм был утерян дважды, в двух независимых ветвях – трематодной и цестодной, а эндопаразитизм перешел в эктопаразитизм один раз – в линии, ведущей к моногенейам. Положительным моментом этой гипотезы является то, что она пытается увязать происхождение Neodermata с общим позвоночным предком, однако все остальные допущения этой гипотезы противоречат всему, что мы знаем об эволюции паразитизма.

Наконец, нами была сформулирована еще одна гипотеза происхождения и эволюции трематод в русле монофилии Neodermata (Kornakova 2001). Эта гипотеза близка к ранним взглядам Быховского на эволюцию трематод, в соответствии с которыми марита считалась первичной по отношению к партенитам, а позвоночный хозяин – первичным по отношению к моллюскам. В соответствии с этой гипотезой (Рис. 1), при переходе на древних хрящевых рыб сформировалась группа эктопаразитов, моногеноподобный предок всех Neodermata. У этого общего предка возник задний прикрепительный орган, который и предопределил основные архитектурные перестройки Neodermata – переднюю реориентацию пищеварительной и половой системы. Переориентация оси пищеварительной системы и формирование глотки массивного типа привело к появлению конвергентного сходства с Rhabdocoela. На этом же этапе появились синапоморфные структуры в половой системе Neodermata. Далее часть моногеноподобных предков перешла к эндопаразитизму, и морфологическим маркером этой группы являлась возникшая в ней дорсально ориентированная вагина. Этот признак присущ Trematoda и Gyrocotylidea – группе, филогенетически родственной предкам Eucestoda. Переход на хозяев-планктонофагов привел к возникновению цестодной линии с использованием артропод в качестве промежуточных хозяев, а трематоды эволюционировали как эндопаразиты бентофагов, с включением в круг промежуточных хозяев сначала разнообразных беспозвоночных, а затем, в связи со сменой в верхнем Девоне бентосной фауны и расцветом гастропод, эта группа стала основным промежуточным хозяином трематод. Задний прикрепительный диск полностью редуцировался, прикрепительные органы сформировались *de novo* в передней части тела мариты.

Основанная на данных палеонтологии и сравнительной морфологии, эта гипотеза фактически не отвергает церкомероморфную теорию, а включает в круг Cercomeromorpha всех Neodermata. Она объясняет явное архитектурное сходство между моногенейми и маритами трематод. В нескольких молекулярных реконструкциях филогении Platyhelminthes также были получены деревья, на которых Trematoda и Cestoda+Gyrocotylidea отвечают от моногеней как единая филогенетическая

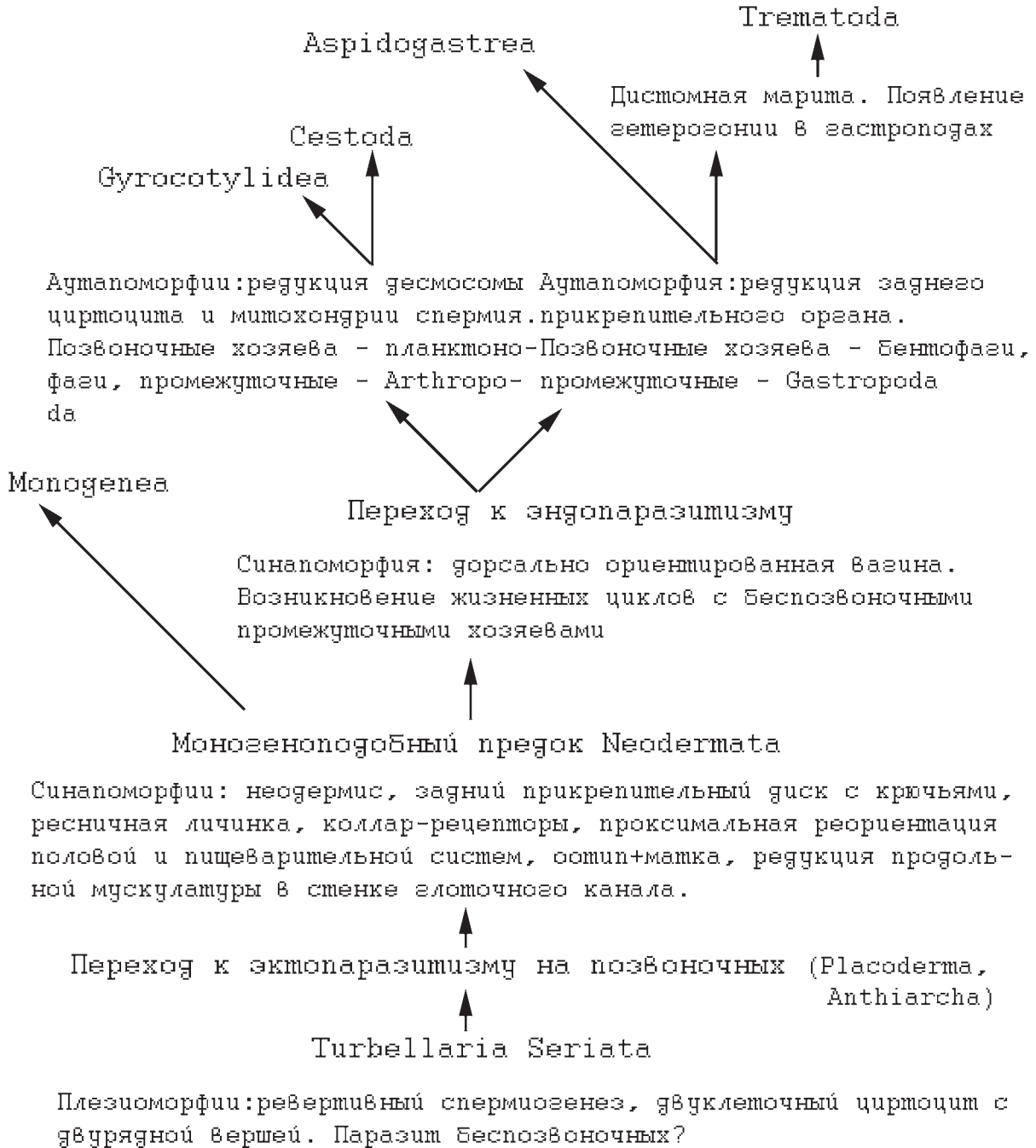


Рис. 1. Схема филогении Neodermata в рамках монофилии и первичности позвоночного хозяина (по Kornakova 2001, с изменениями).

Fig. 1. Scheme of phylogeny of Neodermata as monophyletic and primarily parasitizing vertebrate host group (after Kornakova 2001, with changes).

ветвь (Katayama et al. 1996; Mollaret et al. 1997; Jondelius 1998; Lockyer et al. 2003); однако среди трематодологов эта точка зрения пока не нашла поддержки.

Таким образом, на нынешнем этапе построения филогенетического древа Platyhelminthes наиболее сложной является проблема построения непротиворечивой гипотезы эволюции Trematoda, согласующейся с несомненной монофилией Neodermata.

ЛИТЕРАТУРА

- Быховский Б.Е. 1937.** Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей. *Известия АН СССР, сер. биол.*, 4: 1353–1383.
- Быховский Б.Е. 1957.** Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Академия Наук СССР, Москва–Ленинград, 509 с.
- Baguña J., Carranza S., Paps J., Ruiz-Trillo I. and Ruitort M. 2001.** Molecular taxonomy and phylogeny of the Tricladida. In: D.T.J. Littlewood and R.A. Bray (Eds.). *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor & Francis, London and New York: 49–56.
- Baverstock P.R., Fielke R., Johnson A.M., Bray R.A. and Beveridge I. 1991.** Conflicting phylogenetic hypotheses for the parasitic Platyhelminthes tested by partial sequencing of 18S ribosomal RNA. *International Journal for Parasitology*, 21: 329–339.
- Blair D. 1993.** The phylogenetic position of the Aspidobothrea within the parasitic flatworms inferred from ribosomal RNA sequence data. *International Journal for Parasitology*, 23: 169–178.
- Brooks D.R. 1989a.** A summary of the database pertaining to the phylogeny of the major groups of parasitic platyhelminths, with a revised classification. *Canadian Journal of Zoology*, 67: 714–720.
- Brooks D.R. 1989b.** The phylogeny of the Cercomeria (Platyhelminthes, Rhabdocoela) and general evolutionary principles. *Journal of Parasitology*, 75: 606–616.
- Curini-Galetti M. 2001.** The Proseriata. In: D.T.J. Littlewood and R.A. Bray (Eds.). *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor & Francis, London and New York: 41–48.
- Ehlers U. 1985.** Das phylogenetische System der Platyhelminthes. G. Fisher, Stuttgart–New York, 317 p.
- Ehlers U. 1995.** The basic organization of the Plathelminthes. *Developments in Hydrobiology*, 108: 21–26.
- Ehlers U. and Sopott-Ehlers B. 1987.** Zum Protonephridial-system von Invenusta paracnida (Proseriata, Platyhelminthes). *Microfauna Marina*, 3: 377–390.
- Hendelberg J. 1981.** The system of epidermal ciliary rootlets in Turbellaria. *Hydrobiologia*, 84: 240.
- Janicki C. 1921.** Grundlinien einer «Cercomer» Theorie zur Morphologie der Trematoden und Cestoden. *Festschrift für Zschokke*, 30: 1–22.
- Joffe B.I. and Kornakova E.E. 1998.** On phylogenetic roots of the Neodermata (the classes of the parasitic Plathelminthes). *Proceedings of the Zoological Institute RAS, Annual Reports*, 276: 83–90.
- Joffe B.I. and Kornakova E.E. 1998.** *Notentera ivanovi* Joffe et al. 1997: a contribution to the question of phylogenetic relationships between ‘turbellarians’ and parasitic Plathelminthes (Neodermata). *Hydrobiologia*, 383: 245–250.
- Joffe B.I. and Kornakova E.E. 2001.** Flatworm phylogeneticist: between molecular hammer and morphological anvil. In: D.T.J. Littlewood and R.A. Bray (Eds.). *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor & Francis, London–New York: 279–291.
- Jondelius U. 1998.** Flatworm phylogeny from partial 18S rDNA sequences. *Hydrobiologia*, 383: 147–154.
- Katayama T., Nishioka M. and Yamamoto M. 1996.** Phylogenetic relationships among turbellarian orders inferred from 18S rDNA sequences. *Zoological Science*, 13: 747–756.
- Kornakova E.E. 2001.** On the turbellarian roots of the Neodermata and the origin of the Trematoda. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 289: 103–116.
- Kornakova E.E. and Joffe B.I. 1999.** A new variant of the neodermatan-type spermiogenesis in a parasitic ‘turbellarian’, *Notentera ivanovi* (Platyhelminthes) and the origin of the Neodermata. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 80: 135–151.
- Littlewood D.T.J., Rohde K. and Clough K.A. 1999a.** The interrelationships of all major groups of Platyhelminthes: phylogenetic evidence from morphology and molecules. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66: 75–114.
- Littlewood D.T.J., Rohde K., Bray R.A. and Herniou E.A. 1999b.** Phylogeny of the Platyhelminthes and the evolution of parasitism. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 257–287.
- Lockyer A.E., Olson P.D. and Littlewood D.T.J. 2003.** Utility of complete large and small subunit rRNA genes in resolving the phylogeny of the Neodermata (Platyhelminthes): implications and a review of the cercomer theory. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78: 155–171.
- Mamkaev Y.V. 1995.** An elaboration of the evolutionary morphological basis for the systematics of the Plathelminthes. *Developments in Hydrobiology*, 108: 15–19.
- Mollaret I., Jamieson B.G.M., Adlard R.D., Hugall A., Lecointre G., Chombard C. and Justine J-L. 1997.** Phylogenetic analysis of the Monogenea and their relationships with Digenea and Eucestoda inferred from 28S rDNA sequences. *Molecular and Biochemical Parasitology*, 90: 433–438.

- Pearson J. 1992.** On the position of the digenean family Heronimidae: an inquiry into a cladistic classification of the Digenea. *Systematic Parasitology*, **21**: 81–166.
- Remane A. 1956.** Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: *Akademische Verlagsgesellschaft*, 364 p.
- Rieger R. M. 1981.** Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level. *Hydrobiologia*, **84**: 213–229.
- Rieger R. M. and Tyler S. 1979.** The homology theorem in ultrastructural research. *American Zoologist*, **19**: 654 – 666.
- Rieger R.M, Tyler S, Smith J.P.S. and Rieger G.E. 1991.** Platyhelminthes: Turbellaria. In: F.W. Harrison and B.J. Bogitsh (Eds.). *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, 3. Platyhelminthes and Nemertinea. Wiley–Liss, New York: 1–140.
- Rohde K. 1995.** Aspects of the phylogeny of Platyhelminthes based on 18S ribosomal DNA and protonephridial ultrastructure. *Hydrobiologia*, **305**: 27–35.
- Rohde K. 2001.** The Aspidogastrea: an archaic group of Platyhelminthes. In: D.T.J. Littlewood and R.A. Bray (Eds.). *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor & Francis, London and New York: 159–167.
- Rohde K., Cannon L.R.G. and Watson N. 1988.** Ultrastructure of the protonephridia of *Monocelis* (Proseriata, Monocelididae). *Journal of Submicroscopic Cytology and Pathology*, **20**: 425–435.
- Rohde K., Nouri–Sraïri N., Watson N., Justine J-L and Euzet L. 1990.** Ultrastructure of the flame bulbs of *Urastoma cyprinae* (Platyhelminthes, «Proleci-thophora», Urastomidae). *Acta Zoologica. (Stockh.)*, **71**: 211–216.
- Rohde K., Hefford C., Ellis J.T., Baverstock P.R., Johnson A.M., Watson N.A. and Dittmann S. 1993.** Contribution to the phylogeny of Platyhelminthes based on partial sequencing of 18S ribosomal DNA. *International Journal for Parasitology*, **23**: 705–724.
- Rohde K., Johnson A.M., Baverstock P.R. and Watson N.A. 1995.** Aspects of the phylogeny of Platyhelminthes based on 18S ribosomal DNA and protonephridial ultrastructure. *Developments in Hydrobiology*, **108**: 27–35.
- Watson N. 1997.** Proximo-distal fusion of flagella during spermiogenesis in the ‘turbellarian’ platyhelminth *Urastoma cyprinae*, and phylogenetic implications. *Invertebrate Reproduction and Development*, **32**: 107–117.
- Watson N and Rohde K. 1993.** Ultrastructure of sperm and spermiogenesis of *Kronborgia isopodicola* (Platyhelminthes, Fecampiidae). *International Journal for Parasitology*, **23**: 737–746.
- Xylander W. 2001.** The Gyrocotylidea, Amphilinidea and the early evolution of Cestoda. In: D.T.J. Littlewood and R.A. Bray (Eds.). *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor & Francis, London and New York: 103–111.

Представлена 25 февраля 2009; принята 1 июня 2009.